植 物 分 类 学 报 28 (2): 112—121 (1990)
Acta Phytotaxonomica Sinica

中国常绿栎类叶表皮毛形态与分类的研究

梁红平 任宪威 刘一樵
(北京林业大学，北京 100083)

A STUDY ON THE MORPHOLOGY OF FOLIAR TRICHOMES OF EVERGREEN OAKS (*QUERCUS*) IN CHINA AND ITS IMPLICATION IN TAXONOMY

LIANG HONG-PING, JEN HSIEN-WEI, LIU YI-QIAO
(*Beijing Forestry University, Beijing* 100083)

Abstract Most of the evergreen oaks (*Quercus L.*) are endemic to China and distributed in a large moutainous area of southwestern China at an altitude of 2600—4000m. The delimitation of sections and species in the group has not been satisfactorily solved.

The foliar trichomes are very an important character in identifying species of oaks. As a result of observation on 17 species and 2 varieties of evergreen oaks in China under scanning electron microscope, ten types of foliar trichomes are recognized: Simpleuniseriate, Simple-branched, Bulbous, Rosulate, Solitary, Stipitate-fasciculate, Fasciculate, Multiradiate, Stellate and Fused-stellate. The first four types fall into glandular trichomes and the last six non-glandular trichomes. The taxa examined have a combination of various types of the trichomes. All the evergreen oaks have non-glandular trichomes on their foliar epidermis, but glandular trichomes occur solely in certain taxa. These two types of foliar trichomes are obviously different in structure and function, which represent different adular trichomes and the last six non-glandular en oaks are divided into two groups: the glandular group and the non-glandular group according to the types of foliar trichomes and it is reasonable to divide the evergreen oaks into two sections: Sect. Suber (Reichenb.) Spach and Sect. Englerianae (A. Camus) Hsu et Jen.

Foliar trichomes of the evergreen oaks show a continuity in density from species predominately with glandular trichomes at a high altitude to species solely with non-glandular trichomes at a low elevation. The characters of branching of foliar trichomes, especially the number of branches, can imply to some extent the evolutionary position of a given evergreen species. Considering the types, density and branches of foliar trichomes combined the evolutionary relationships among the evergreen oaks in China are proposed. *Q. gilliana* is the startpoint, from where evolution took place in two directions: glandular and non-glandular. In the glandular direction envolved are *Q. aquifolioides*, *Q. longispica* and *Q. guyavaefolia*. *Q. pannosa* is a species with the most types and highest number of glandular trichomes. In non-glandular line aligned are *Q. spinosa*, *Q. senescens*, *Q. senescens* var. *muliensis*, *Q. monimotricha* with the reduction of

1988.09.19 收稿。

glandular trichomes and increase of non-glandular trichomes. After *Q. tungmaiensis* no glandular trichomes appear and it solely depends on non-glandular trichomes to protect itself. *Q. granchetii* is the climax in the non-glandular line with the highest density and number of branches of foliar trichomes. And then some species, such as *Q. engleriana*, *Q. phillyraeoides*, have few or no trichomes. *Q. dolicholepis*, *Q. baronii* and *Q. baronii* var. *capitata* show the close relationships because they share fused-stellate trichomes.
Key words　*oak*; foliar trichome

摘要　经扫描电镜观察，我国常绿栎类的叶表皮共发现有 10 种不同类型的毛，它们分别是：单列毛、单分枝毛、泡状毛、莲座毛、单毛、束毛、短柄束毛、多出毛、星状毛和并合星状毛。不同的分类单位有不同毛类型的组合。所有常绿栎类的叶表皮上都出现有非腺毛类型的毛，而腺毛则仅限于某些分类单位中。这两种基本类型的毛在结构和功能上有着本质的区别，分别代表了物种的生存适应方式和进化途径。按叶表皮毛的基本类型将我国常绿栎类划分为腺毛类群和非腺毛类群两个类群，支持将常绿栎类分成高山栎组（Sect. Suber (Reichenb.) Spach）和巴东栎组（Sect. Englerianae (A. Camus) Hsu et Jen）的分组处理。综合叶表皮毛的类型、密度以及分枝特征提出了我国常绿栎类各分类单位之间的亲缘关系图。
关键词　栎属；叶表皮毛

前　　言

常绿栎类不是一个明确的分类单位，专指壳斗科 Fagaceae 栎属 *Quercus* L. 中的常绿种类。又因其绝大多数种类生长于 2600—4000m（中国植被编辑委员会，1980）的高海拔地区，习惯上又称高山栎类。

栎属全世界有 300 多种，我国有 60 多种，其中常绿的有 28 种及 4 变种（中国树木志编辑委员会，1980）。绝大多数的常绿栎类属于我国的特有成分（徐永椿等，1976）。许多种类为第三纪的残遗种和残遗类型。在我国西南高山林区为集中成片分布区，组成我国西南部自上新世中晚期就大量存在的特有森林类型——硬叶常绿阔叶林（金振州等，1981；徐仁等，1973；徐润青等，1984）。从干旱河谷到高寒山地，出现在几个气候带。

对我国这类古老、特有的森林类型，在种类组成上，除了以形态特征为主的经典分类之外（徐永椿等，1976，1978），未见有更深入研究的报道。而经典分类中，常绿栎类的分组和种间界线一直没有得到很好的解决，不同的学者有不同的处理（Camus, 1934—1954; Dyal, 1936; Rehder, 1949）。在最近的分组处理中（中国树木志编辑委员会，1980），主要根据中脉上部是否为“Z”形弯曲将我国常绿栎类分成高山栎组（Sect. Suber (Reichenb.) Spach）和巴东栎组（Sect. Englerianae (A. Camus) Hsu et Jen）似乎有些勉强，而且这一特征标准难于掌握，实际应用时困难较大。

栎属植物的叶表皮毛这一特征很早就引起了许多学者的注意。Dyal (1936), Lutz (1938), Camus (1934—1954) 都对栎属的叶表皮毛进行过分类处理。然而，只有扫描电子显微镜的运用，才能准确地确定叶表皮毛的形态、细胞结构、排列、外壁纹饰以及分枝特征等等，为系统分类提供依据（Metcalfe, 1979; Roe, 1971）。近年来，Hardin (1976, 1979a, 1979b) 对北美 52 种栎类的叶表皮毛进行了系统的研究，获得了满意的结果。Thomson

和 Mhlenbrock (1979) 对美国东部 19 种栎树叶表皮毛的分枝特征研究结果为一些杂种鉴别提供了很好的证据。

Stace(1979) 曾说过：要对植物所有的表皮毛进行分类似乎是不可能，然而，对某一类群作一些特殊的处理，常常会获得满意的结果。对栎属，除了 Hardin 和 Thomson 做过的一些种类外，我国的许多种类都未做过，尤其是集中大面积分布在交通不便高海拔地区、且叶表皮毛又是很重要鉴别特征的常绿栎类，一个种都未涉及到。我们自 1984 年到 1987 年，系统地收集了常绿栎类叶表皮毛的材料，希望运用近代手段专门研究这一特征，为常绿栎类的组间和种间关系提供一些依据。

材 料 及 方 法

17 个种 2 变种的新鲜材料均采自云南、四川海拔 1000—4000m 的地区。以不同地区、不同海拔，按《中国树木志》所描述的分类单位，每一种类选取 5 株样木，每一株采三枝生长正常、无病虫害的带叶小枝作为试材。用于扫描电镜观察的材料经 pH7.2 的磷酸缓冲液冲洗后，放入 3% 的戊二醛中保存，其余材料固定于 FAA 中用解剖镜观察。

扫描电镜观察样品的制备按常规方法进行，二氧化碳临界点干燥，溅射真空镀膜。

结 果

(一) 叶表皮毛的类型：

观察结果发现：Hardin 对北美栎属植物叶表皮毛的分类基本上适用于我国常绿栎类叶表皮毛的分类。Hardin 定义的 10 种类型毛中，我国常绿栎类叶表皮发现有 9 种，仅单侧生毛 (Appressed-lateral) 没有发现。而 Hardin 未给予足够重视的短柄束毛 (Stipitate-fasciculate)，由于其分枝数目和出现部位明显不同于束毛 (Fasciculate)，故单独列成一类。现将本文中使用的我国常绿栎类 10 种叶表皮毛的分类术语叙述如下：

1. 单列毛 (Simple-uniseriate) 黄色，由 1—4 个簿壁细胞线状排列组成，平伏于叶表皮细胞上，毛先端圆(图 1:1；图版 3:1，2)。

2. 单分枝毛 (Simple-branched) 近似于单列毛，但细胞有分枝特化，而不是由棒状细胞线状排列而成。单分枝毛常常与单列毛一道出现于常绿栎类叶背。随着叶片的衰老，因细胞壁破裂毛结构常被破坏而不完整(图 1:2；图版 3:7)。

3. 泡状毛 (Bulbous) 由多个近等径的簿壁细胞组成。顶端细胞明显较基足细胞大，成泡状。此类型毛类似于 Payne(1978) 分类中的棍棒状毛 (Clavate)。泡状毛常仅见于幼叶表皮上，成熟叶上很少见到(图 1:3；图版 2:7)。

4. 莲座毛 (Rosulate) 由细长的簿壁细胞排列成的丛状结构，基部常不愈合，毛先端是圆钝的，是腺毛类型中结构最复杂的毛(图 1:4；图版 2:4)。

以上 4 种类型的毛为“腺毛” (Glandular)，毛细胞壁外面常有黄色的蜡质，使毛呈黄色。再吸附一些空气中的尘埃，毛就为褐色。下面 6 种是“非腺毛” (Non-glandular) 类型。非腺毛的外壁光滑、无蜡质，呈白色。这里，“腺毛”和“非腺毛”的区分与一般植物解剖学中的腺毛和非腺毛的涵义不同，如荨麻科 (Urticaceae) 锦葵科 (Malvaceae) 的具有分泌功能的腺毛和没有分泌功能的非腺毛。

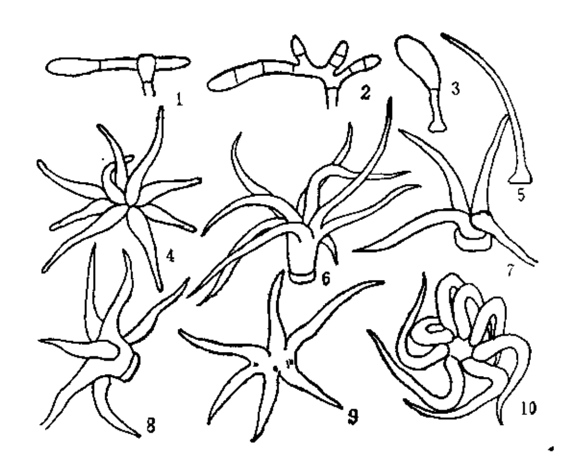


图 1　常绿栎类叶表皮毛的类型

Fig. 1　Types of foliar trichomes of the evergreen oaks

1.单列毛 Simple-uniseriate　2.单分枝毛 Simple-branched　3.泡状毛 Bulbous　4.莲座毛 Rosulate　5.单毛 Solitary　6.束毛 Fasciculate　7.短柄束毛 Stipetate-fasciculate　8. 多出毛 Multiradiate　9.星状毛 Stellate　10.并合星状毛 Fused-stellate

5. 单毛 (Solitary) 单细胞毛，毛细长、壁厚、先端尖削，通常见于常绿栎类叶背中脉上(图 1:5;图版 3:5,9)。

6. 束毛 (Fasciculate) 直立的多细胞毛，壁厚，束状分枝。束毛是常绿栎类叶片上最常见的毛类型。束毛不易脱落，一直宿存到老叶。束毛的分枝数、枝长和柄长与分类单位有一定联系。束毛的分枝都出自于同一水平面，分枝先端尖锐，常卷曲，基部有表皮细胞隆起形成的座垫或无(图 1:6;图版 3:3)。

7. 短柄束毛 (Stipitate-fasciculate) 与束毛相近，但分枝少。柄短、毛座垫明显，常只着生在叶的近轴面，而束毛主要出现在远轴面，近轴面很少存在(图 1:7; 图版 1:2—3)。

8. 多出毛 (Multiradiate) 毛分枝不是由同一水平面伸出，中间的分枝直立，边缘的分枝与叶表皮相平行。多出毛多出现在常绿栎类叶上表皮。幼叶上多，老叶上少，基部常有座垫(图 1:8;图版 1:7)。

9. 星状毛 (Stellate) 所有分枝都出于同一水平面，分枝全部与叶表皮平行，分枝基部多少愈合在一起。星状毛分枝数少，分枝短，常出现于叶近轴面(图 1:9;图版 1:5)。

10. 并合星状毛 (Fused-stellate) 与星状毛相似，仅各分枝基部愈合部份更多，有时达分枝的一半，常见于叶的远轴面(图 1:10;图版 2:9;图版 3:4)。

(二) 各分类单位的毛类型:

中国常绿栎类叶表皮共发现有 10 种不同类型的毛。不同的分类单位有不同类型毛的组合(表 1)。所观察的 19 个分类单位或多或少都具有某种类型的毛，不管是在成熟叶上还是在幼叶上，完全无毛的种类没有。各种类型毛中以束毛最为常见，而叶近轴面则以多出毛为主。

所有常绿栎类叶表皮上都出现有非腺毛类型的毛，而腺毛则局限于某一些分类单位中。从毛被结构来看，无腺毛的种类毛被仅有直立的腺毛层，为单层结构；而具腺毛的种类毛被却为双层结构，在非腺毛层下有腺毛层。腺毛为黄色，非腺毛是白色，不同腺毛

表1 常绿栎类叶表皮毛类型

Table 1 Types of foliar trichomes of the evergreen oaks

分类单位 Taxon	毛类型 Types of trichome	单列毛 Simple-uniseriate	单分枝毛 Simple-branched	泡状毛 Bulbous	莲座毛 Rosulate	单毛 Solitary	短柄束毛 Stipitate-fasciculate	束毛 Fasciculate	多出毛 Multiradiate	星状毛 Stellate	并合星状毛 Fused-stellate
川滇高山栎	*Q. aquifolioides*	−/+	−/+			/+		+/+	+/+	/+	
橿子栎	*Q. baronii*					/+		/+		+/	/+
多毛橿子栎	*Q. baronii* var. *capitata*					/+		/+		+/	/+
铁橡栎	*Q. cocciferoides*							/+			
巴东栎	*Q. engleriana*							/+	−/		
锥连栎	*Q. franchetii*					/+		/+	−/		
川西栎	*Q. gilliana*	/+	/+			/+		/+	+/		
帽斗栎	*Q. guyavaefolia*	/+	/+	−/		/+		/+	+/		
长穗高山栎	*Q. longispica*	−/+	−/+	/+		/+		+/+	+/	/+	
矮高山栎	*Q. monimotricha*	/−	/+		/+	/+		+/+	+/	−/	
黄背栎	*Q. pannosa*	/+	/+			/+		−/+	+/		
乌冈栎	*Q. phillyraeoides*							/−	−/	−/	
光叶高山栎	*Q. rehderiana*	/+	/+					/+	+/		
富宁栎	*Q. setulosa*							/−			
刺叶栎	*Q. spinosa*	/+	/+					/+	+/		
灰背栎	*Q. senescens*	/+	/+			/+	+/	+/+	+/		
木里栎	*Q. senescens* var. *muliensis*	/+	/+			/+	+/	+/+	+/		
匙叶栎	*Q. dolicholepis*					/+	+/	/+	−/		+/+
通麦栎	*Q. tungmaiensis*					/+	+/	+/+			

注 Note: 近轴面/远轴面 Adaxial/Abaxial

"−": 仅见于幼叶 Solely on young leaves; "+": 老叶上仍有 Persistent on mature leaves

表2 常绿栎类非腺毛分枝特征

Table 2 Characters of branching of non-glandular trichomes on the evergreen oaks

分类单位 Taxon	分枝特征 Character of branch	毛类型 Types of trichomes		分枝数 Number of branches			分枝长(μ) Length of branches			柄长(μ) Length of stipes		
				$\bar{x}$	$\bar{x}$ 范围 Range	极端范围 Min—Max	$\bar{x}$	$\bar{x}$ 范围 Range	极端范围 Min—Max	$\bar{x}$	$\bar{x}$ 范围 Range	极端范围 Min—Max
川滇高山栎	*Q. aquifolioides*	束毛	Fasciculate	8.5	7.7—9.3	6—13	235	209—262	107—347	69	62—77	40—107
橿子栎	*Q. baronii*	束毛	Fasciculate	7.1	6.7—7.5	6—9	341	311—372	180—470			
		星状毛	Stellate	4.0	3.9—4.1	3—5	143	130—156	87—194			
		并合星状毛	Fused-stellate	7.7	7.4—8.0	5—8	140	130—149	87—300			
多毛橿子栎	*Q. baronii* var. *capitate*	并合星状毛	Fused-stellate	15.7	15.3—16.0	13—18	272	262—282	180—333			
巴东栎	*Q. engleriana*	束毛	Fasciculate	5.4	4.9—5.9	4—8	444	400—489	187—600	156	142—170	107—240
锥连栎	*Q. franchetii*	束毛	Fasciculate	18.1	16.8—19.3	19—24	286	264—307	187—373			
长穗高山栎	*Q. longispica*	束毛	Fasciculate	13.0	12.9—13.1	9—16	219	200—237	160—307	65	60—71	40—93
矮高山栎	*Q. monimotricha*	束毛	Fasciculate	8.0	7.7—8.4	4—12	481	454—509	240—693	109	102—116	53—160
		多出毛	Multi-radiate	6.5	6.2—6.8	4—9	154	144—164	80—280	62	59—65	40—93
木里栎	*Q. senescens* var. *muliensis*	束毛	Fasciculate	7.3	6.5—8.1	4—15	366	329—403	200—467	101	81—121	40—213
		短柄束毛	Stipitate-fasciculate	6.7	6.1—7.2	4—11	169	143—195	80—333	68	52—85	53—147
灰背栎	*Q. senescens*	束毛	Fasciculate	4.3	4.1—4.6	3—6	504	471—538	307—720	153	142—163	107—213
		短柄束毛	Stipitate-fasciculate	3.4	3.2—3.6	2—4	154	139—169	93—253	56	51—61	40—93
匙叶栎	*Q. dolicholepis*	束毛	Fasciculate	7.1	6.3—7.8	4—9	399	351—447	240—587	113	95—131	80—160
		并合星状毛	Fused-stellate	11.1	10.1—12.1	8—16	166	58—175	120—213			
通麦栎	*Q. tungmaiensis*	束毛	Fasciculate	8.4	7.8—8.9	5—12	371	343—398	213—560	94	87—101	53—147
		短柄束毛	Stipitate-fasciculate	4.1	3.8—4.3	3—6	250	224—276	133—453			

和非腺毛的多度组合就导致了常绿栎类各分类单位之间叶背颜色的差异，如黄背栎（*Q. pannosa*），灰背栎（*Q. senescens*）。

具非腺毛的分类单位中，匙叶栎（*Q. dolicho lepis*），橿子栎（*Q. baronii*）和多毛橿子栎(*Q. baronii* var. *capitata*) 的毛类型和毛密度表现出明显的相似性。它们的叶背都均匀分布有并合星状毛。最为有趣的是这些并合星状毛的分枝都向顺时针方向弯曲，使毛成顺时针方向的旋转状(图版 2:8,9;图版 3:4,6)。不同地区采集的标本证明了这一特征的稳定性。

(三) 叶表皮毛密度:

我国常绿栎类叶表皮毛的密度在各分类单位之间成明显的连续变异。由腺毛到非腺毛,总的变异趋势十分明显,但种内变异幅度大,种间界线不十分清楚。 黄背栎是我国常绿栎类中腺毛密度最大、腺毛类型最多的种类(图版 2:4—6)。经由川滇高山栎（*Q. aquifolioides*)(图版 1:5—7)、刺叶栎(*Q. spinosa*)、川西栎（*Q. gilliana*）(图版 3:1—3),腺毛密度逐渐减少,非腺毛密度不断增加。到通麦栎（*Q. tungmaiensis*）腺毛完全消失,完全由非腺毛类型的毛组成毛被。非腺毛继续增加,一直到锥连栎（*Q. franchetii*）(图版 2:1—2)为非腺毛密度的顶极。锥莲栎是我国常绿栎类中非腺毛密度最大、毛分枝数最多的种类。再以后非腺毛也逐渐减少,叶片变得光滑无毛,出现一些以叶表皮毛为残遗特征的种类。

可以看出: 叶表皮毛密度这一特征在我国常绿栎类这一类群中的变化规律十分明显。我国常绿栎类叶表皮毛的密度存在有两种极端类型: 一是以黄背栎的腺毛顶极; 另是锥连栎的非腺毛顶极。其间存在有各种类型的过渡种类。

(四) 非腺毛的分枝数、枝长及柄长:

Thomson 和 Mohlenbrock[19] 对美国东部的 19 种栎树叶表皮毛的分枝数、 毛直径作了统计工作，认为叶表皮毛的分枝数、毛直径尽管有一定变异幅度,但与分类单位有联系,可以用于杂种鉴定。

我国常绿栎类各分类单位叶表皮非腺毛的分枝数、枝长和柄长的统计结果见表 2。总的看来,我国常绿栎类叶表皮毛的分枝数变化范围为 3—24,枝长 80—700μm,柄长 40—20μm。各分类单位,其分枝数、枝长和柄长种内变异幅度大，不表现出明显的种间界线。但各分类单位其分枝特征都有一定的变化范围，这对各分类单位在整个常绿栎类类群中的位置具有一定的指示意义。就分枝数、枝长和柄长这三个特征来看，以分枝数较为稳定,而枝长和柄长的变异幅度大。

讨 论

(一) 常绿栎类的分组:

关于我国常绿栎类的归属以及类群划分问题存在着分歧。Camus(1936—1954) 在他的栎类专著中将栎属分为二个亚属，我国的常绿栎类都归为 Subgen. *Euquercus* 的二个组 Sect. Cerris 和 Sect, Lepidobalanus,再由不同的亚组区别出类型;Rehder(1949)将栎属分为三个亚属，将我国的常绿栎类分属 Subgen. *Lepidobalanus* 的两个组，但各组的范围与 Camus 的处理不完全一致。Sect.II Suber 包括了高山栎 *Q. semicarpifolia*、

矮高山栎 *Q. monimotricha*、川西栎和巴东栎 *Q. engleriana*，而把乌冈栎 *Q. phillyraeoides* 置于另一组 Sect. III Ilex。最近，《中国树木志》将栎属分为五个组，常绿栎类也分作两个组，但巴东栎被置于巴东栎组 Sect. Englerianae，与乌冈栎同在一组，从高山栎组中划出来了。

根据叶表皮毛的特征来看，《中国树木志》将常绿栎类分为两组、将巴东栎从高山栎组中分出来的处理更为合理。我国常绿栎类的叶表皮毛有腺毛和非腺毛两大基本类型。我们观察的结果表明：这两种类型的毛在结构和功能上有着本质的区别，分别代表了物种不同的生存适应方式和进化途径。在常绿栎类的分组处理中，若按腺毛和非腺毛两大类型来划分，将叶表皮具有腺毛的归为一个组，以非腺毛为主的归为另一组，其划分界线正好与《中国树木志》上的分组处理相吻合。所有高山栎组 Sect. Suber 的种类都具有腺毛，毛被为双层结构，叶背多少呈黄色；所有巴东栎组 Sect. Englerianae 的种类都不具腺毛，只有非腺毛，毛被呈单层结构。而 Rehder 将乌冈栎、巴东栎分别置于两个组从叶表皮毛的研究结果来看缺乏依据。

（二）各分类单位之间的亲缘关系：

根据叶表皮毛的类型、密度、颜色以及分枝特征，清楚地看到我国常绿栎类为一亲缘关系非常接近的类群，它们之间存在着明显的演化路线（图 2）。从黄背栎、经川滇高山栎、川西栎、灰背栎到锥连栎，在叶表皮毛上表现出来是由腺毛的顶极种类、经腺毛逐渐减少、消失、到非腺毛逐渐增多，最后出现非腺毛的顶极种类这样一个连续变化过程。黄背栎是腺毛的顶极种类，锥连栎是非腺毛的顶极种类。川西栎正处于这条线路的中心，就川西栎的毛密度和毛类型来看，它很可能是叶表皮毛演化的起点。川西栎叶近轴面上有许多其它种类共有的多出毛(图版 1:7)，远轴面的毛尽管密度小(图版 3:2—3)，但毛被已初步具有双层结构。两层结构的进一步完善就向腺毛种类方向进化，若腺毛退化，非腺毛发达，就向非腺毛种类方向发展(图 2)。

首先看腺毛方向，单列毛和单分枝毛不断增加，腺毛层明显发达起来，厚度为 50—100μm，担负起主要的保护作用，而非腺毛几乎是维持原状，这就是川滇高山栎（图版 1:4—6)。长穗高山栎 *Q. longispica* 和帽斗栎 *Q. guyavaefolia* 其腺毛厚度和非腺毛分布与川滇高山栎非常相似(图版 3:7,8)，显然是处于同一演化级别，单从叶表皮毛这一特征无法将它们区别开。黄背栎却不一样，腺毛层厚度明显增加，达 130—160 μm，毛类型中出现了比单列毛和单分枝毛更为进化的莲座毛。尽管束毛出现，却非常稀少，这就是以腺毛为主要保护功能的黄背栎顶极种类(图版 2:4—6)。黄背栎的垂直分布海拔为 2500—3900m，在这种高海拔的恶劣生境中，增加腺毛，既增加了毛被的机械厚度，又增加了分泌的黄色蜡质，这种严格的保护措施显然是对所处的冬季干冷、紫外线辐射强生境的最佳适应方式。

川西栎的另一条演化路线即非腺毛方向的演化关系更加明显。从川西栎到刺叶栎，腺毛密度变化不大，但非腺毛却增加了，束毛在中脉上形成明显的一段。到灰背栎，束毛已居于主导地位，在叶背密集为一层（图版 1:1)，但常常容易脱落。单列毛、单分枝毛稀疏地分布在束毛层下的间隙之中。木里栎 *Q. senescens* var. *muliensis* 和矮高山栎 *Q. monimotricha* 也处于这一演化等级上，它们的叶表皮毛特征几乎与灰背栎一样。从灰背

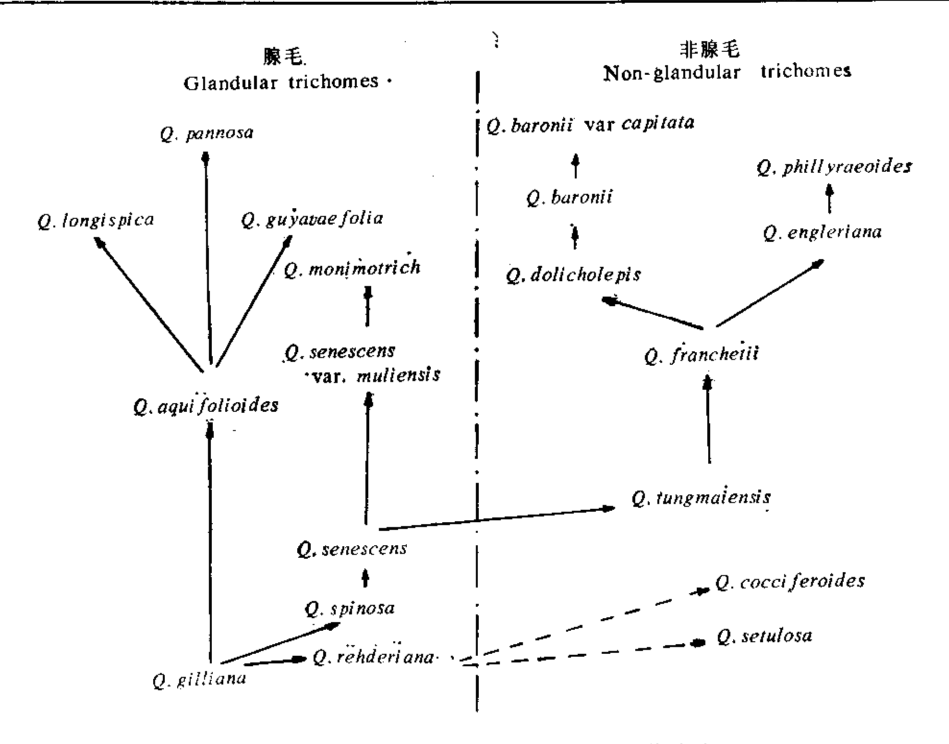


图 2 常绿栎类叶表皮毛所显示的各类群的亲缘关系

Fig. 2 The evolutionary relationships implied by foliar thichomes of evergreen oaks

栎到通麦栎，这是关键性的一步，腺毛从此在这里消失，而完全出现非腺毛类型的毛，毛被结构不再是两层，而只有一层非腺毛层。锥连栎仍为单一的非腺毛层，但束毛密度更大(57.9 根/mm²)，分枝数目更多 ($\bar{x}$ = 18.1)，为常绿栎类中毛密度最大，分枝数目最多的种类(图版 2:1—2)，它无疑是这一演化途径的现存顶极。

以非腺毛为主的种类分布海拔与具腺毛的种类相比，一般都偏低，生存的环境空间更适应，不再需要以腺毛类型为主，机械保护和化学保护同时并举的严格措施，只需要增加毛密度、分枝数目，以增加机械保护就能满足对环境条件的要求。这样既有保护作用，又保证了水、气畅通，增加了植物本身的适应能力。

锥连栎作为非腺毛类型演化的顶极，在低海拔环境更适应的地区，很可能向着无毛方向演化，巴东栎很可能是这种后裔。同锥连栎一样，巴东栎幼叶上有多出毛，老叶近轴面无毛，但不同的是远轴面几乎无毛，仅在中脉基部两侧以及上部脉腋密集着生有束毛。这些束毛显然再也不是生存所必需，而只是物种进化过程中的残留特征(Stase, 1973)。乌冈栎几乎完全消失了这一特征，仅在幼叶上有时出现多出毛和束毛。

对其它一些高海拔地区的"无毛"种类，很可能是经光叶高山栎 *Q. rehderiana* (图版 2:3)腺毛脱落后形成的，铁橡栎 *Q. cocciferoides* 和富宁栎 *Q. setulosa* 都残存一些非腺毛的痕迹，这一途径从叶表皮毛特征上找不出充足的依据，对这些种类靠什么手段来保护自己，抵抗恶劣的环境因子，解剖学方面的工作可能会提供很好的解释。

非腺毛的种类中，橿子栎、多毛橿子栎和匙叶栎中脉上都有束毛，显然是锥连栎退化以后形成的。这三个分类单位从叶片的形状和壳斗小苞片的类型上看有较紧密的亲缘关

系。叶表皮毛研究的结果进一步证实了这三个分类单位的特殊性，它们叶背都分布有并合星状毛，而且都呈顺时针方向的旋转状，为其它常绿栎类所没有。

参　考　文　献

[1] 中国树木志编辑委员会，1985：中国树木志，中国林业出版社，2：2324—2357。

[2] 中国植被编辑委员会，1980：中国植被，科学出版社，356—363 页。

[3] 金振州，区普定，1981：我国的硬叶常绿阔叶林。云南大学学报，自然科学版，2：13—20。

[4] 徐仁，陶君容，孙湘君，1973：希夏邦马峰高山栎化石层的发现及其在植物学和地质学上的意义。植物学报，15(1)：103—119。

[5] 徐永椿，任宪威，1978：我国栎属的分类和分布。西藏农牧学院院刊，39—45 页。

[6] 徐永椿，任宪威，1976：云南壳斗科的分类与分布(二)，植物分类学报，14(2)：79—86。

[7] 徐润青，管中天，1984：高山栎林的结构和演替，林业勘察设计研究，11：9—13。

[8] Camus, A., 1934—1954: Les chenes monographie du genre Quercus. Encycl. Econ. Sylvic.

[9] Dyal, S. A., 1936: A key to the species of oaks of eastern North America based on foliage and twig characters. *Rhodora* 38: 53—63.

[10] Hardin, J. W., 1976: Terminology and classification of Quercus trichomes, *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 92: 151—161.

[11] Hardin, J. W., 1979a: Atlas of foliar surface features in woody plants, I. vestiture and trichome types of eastern north American Quercus. *Bull. Torr. Bot. Club.* 106(4): 313—325.

[12] Hardin, J. W., 1979b: Patterns of variation in foliar trichomes of eastern north American Quercus. Amer. *J. Bot.* 6(5): 576—585.

[13] Lu tz, A., 1938: Beitrage zur pharakognosie der Salicales, Juglandales and Fagales, Anatomie des laubblattes, Dissertation, Universitat, Basel.

[14] Metcalfe C. R. & L. Chalk, 1979: Anatomy of the Dicotyledons. Clarendon Press.

[15] Payne, W. W., 1978: A glossary of plant hair terminology. *Brittonia,* 30(2): 239—255.

[16] Rehder, A., 1949: Manual of cultivated tree and shrubs.

[17] Roe, K. E., 1971: Terminology of hair in the genus-Solanum. *Taxon* 20(4): 501—508.

[18] Stace, C. A., 1973: The significance of the leaf epidermis in the taxonomy of the Combretaceae VI. conclusion. *Bot. J. Linn. Soc.* 81: 329—339.

[19] Thomson, P. M. & R. H. Mhlenbrock, 1979: Foliar trichomes of Quercus Subgenus Quercus in the eastern United States. *J. Arn. Arb.* 60: 350—367.

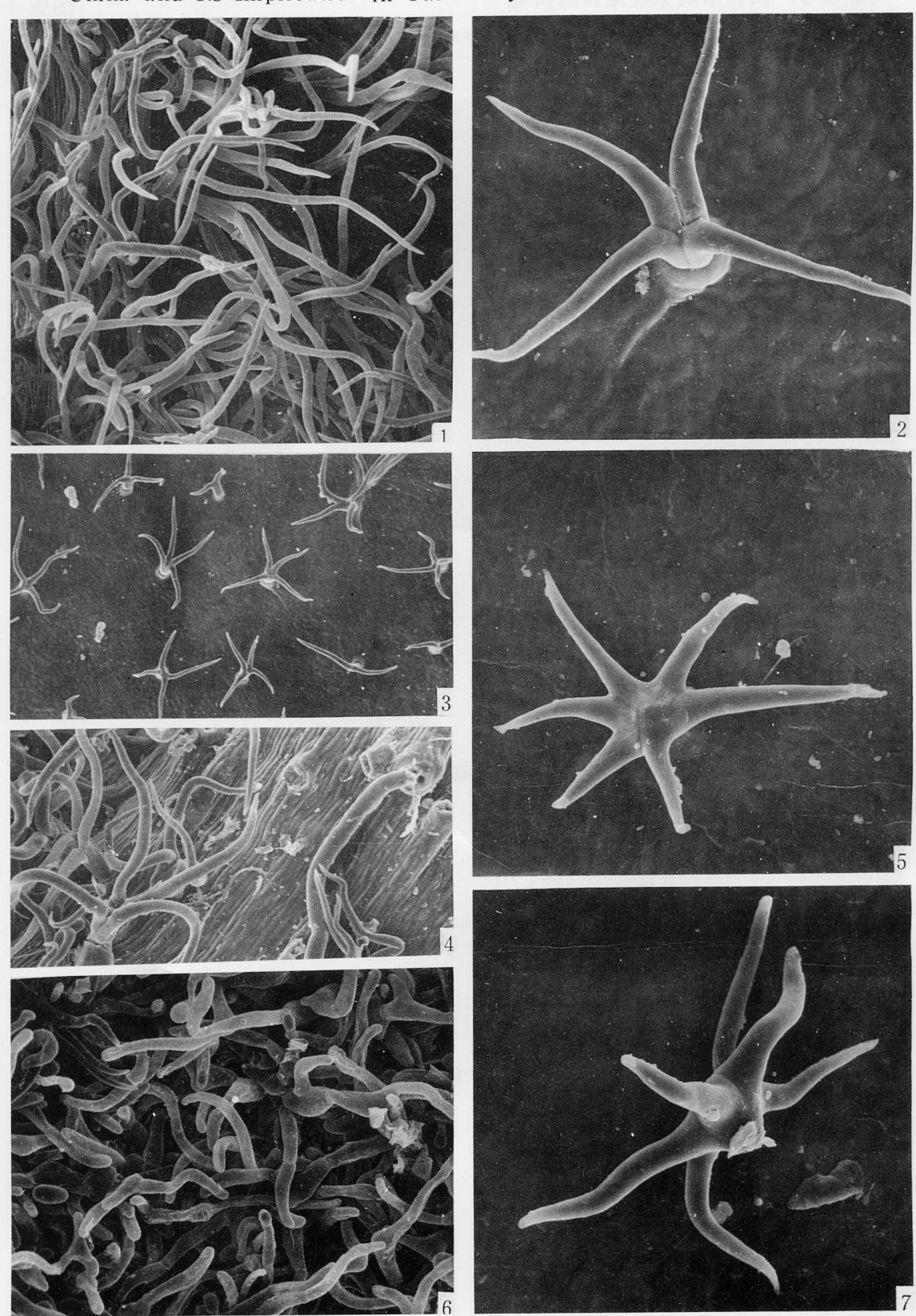
图版说明 Explanation of plates

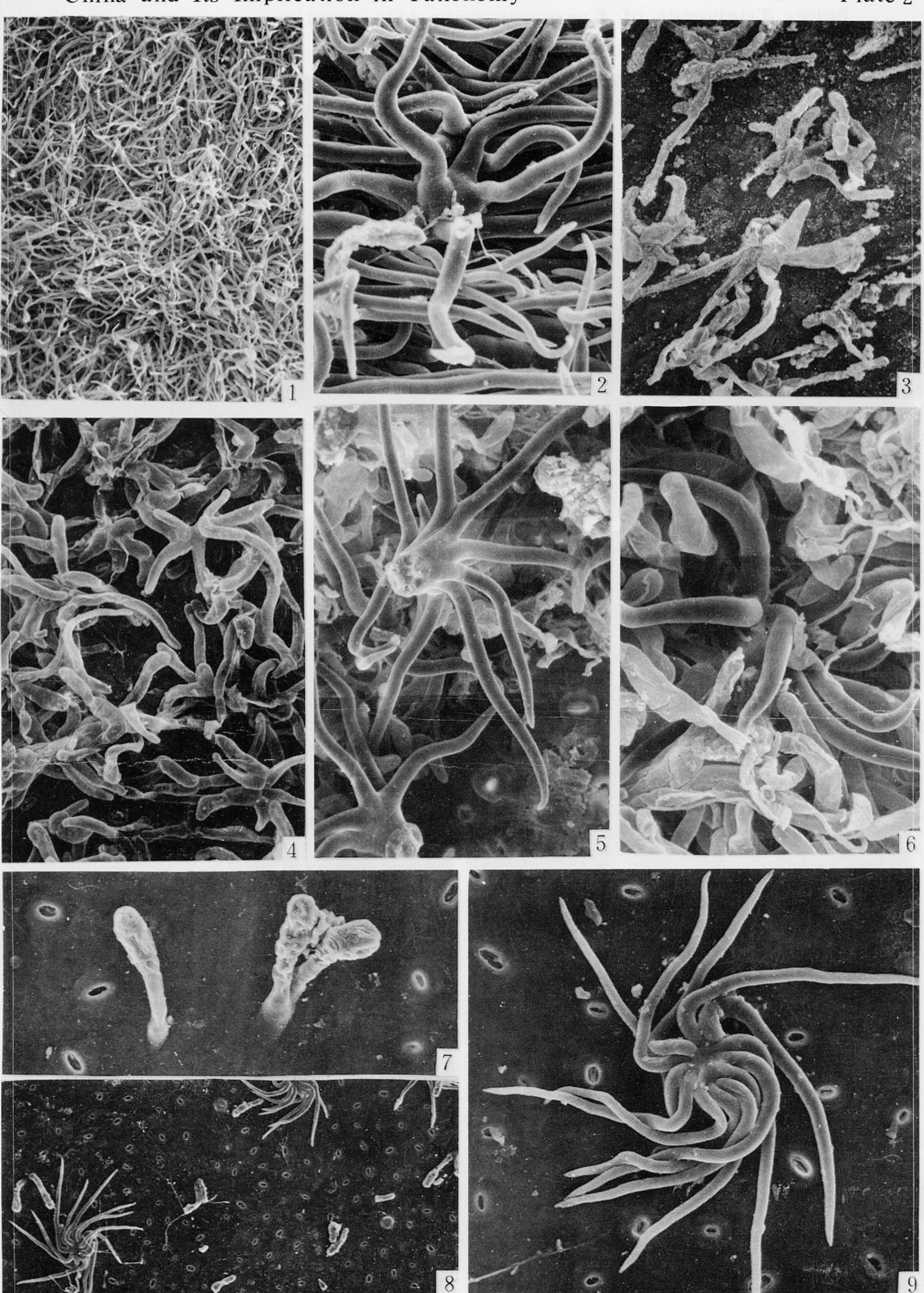
Plate 1 1—4.灰背栎 *Q. senescens* 1.叶背束毛 Fasciculate hair on abaxial surface, ×250; 2.近轴面的短柄束毛 Stipitate-fasciculate hair on adaxial surface, ×150; 3.短柄束毛 Stipitate-fasciculate hair, ×70; 4.中脉上的束毛和单毛 Fasciculate and Solitary hair on the costa, ×150。5—7.川滇高山栎 *Q. aquifolioides* 5.近轴面的星状毛 Stellate hair on adaxial surface, ×500; 6.远轴面的单列毛和单分枝毛 Simple-uniseriate and Simple-branched hair on abaxial surface, ×200; 7.近轴面的多出毛 Multiradiate hair on adaxial surface, ×500。

Plate 2 1、2,锥连栎 *Q. franchetii* 1,远轴面密集的束毛 Dense Fasciculate hair on abaxial surface, ×60; 2.束毛层 Layer of Fasciculate hair, ×350。3.光叶高山栎 *Q. rehderiana* 远轴面的单分枝毛和单列毛 Simple-uniseriate and Simple-branched hair on abaxial surface, ×200。4—6.黄背栎 *Q. pannosa* 4.莲座毛 Rosulate hair, ×150; 5.束毛及腺毛层 Fasciculate and glandular trichome layer, ×250; 6.腺毛层很厚,掩盖了非腺毛 Glandular trichome layer overlying non-glandular trichome layer, ×350。7—9.匙叶栎 *Q. dolicholepis* 7.泡状毛 Bulbous hair, ×350; 8.并合星状毛和泡状毛 Fused-stellate and Bulbous hair, ×200; 9.并合星状毛 Fused-stellate hair ×350。

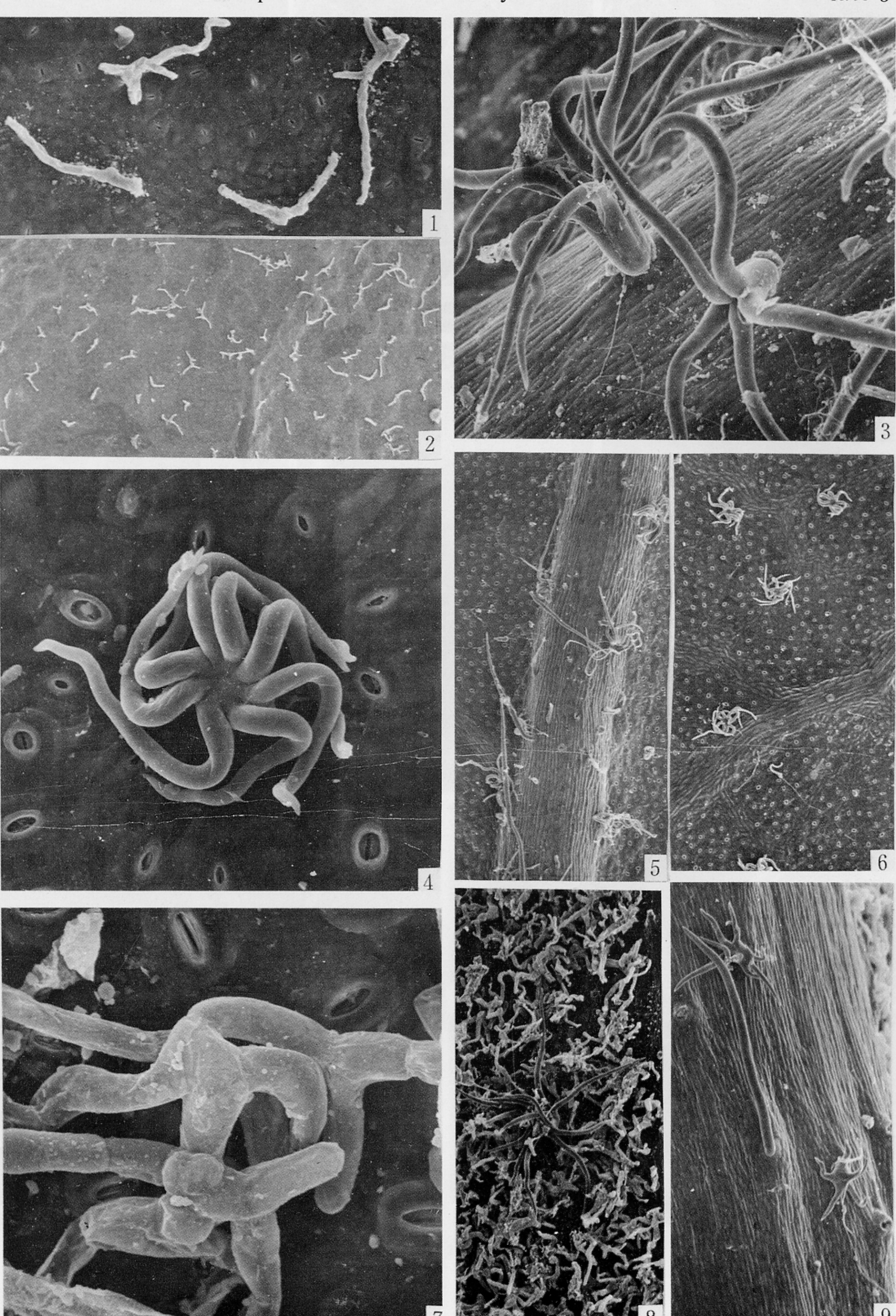
Plate 3 1—3.川西栎 *Q. gilliana* 1.单列毛和单分枝毛 Simple-uniseriate and Simple-branched hair, ×300; 2.腺毛的分布 Distribution of glandular trichomes, ×30; 3.中脉上的束毛 Fasciculate hair on costa, ×200。4—6.橿子栎 *Q. baronii* 4.并合星状毛 Fused-stellate hair, ×500; 5.中脉上的单毛和并合星状毛 Solitary and Fused-stellate hair on costa ×60; 6.并合星状毛的分布 Distribution of Fused-stellate hair, ×60。7—9.长穗高山栎 *Q. longispica* 7.单分枝毛 Simple-branched hair, ×600; 8.腺毛和非腺毛 Glandular trichome and non-glandular trichome ×40; 9.中脉上的单毛和星状毛 Solitary and stellate hair on costa, ×80。

Liang Hong-pıng et al. : A Study on the Morphology of Foliar Trichomes of Evergreen Oaks (Quercus) in China and Its Implication in Taxonomy





see explanations at the end of text


1
2
3
4
5
6
7
8
9